
CAPÍTULO 2. LA EVOLUCIÓN DE LA TEORÍA EVOLUTIVA (PRIMERA PARTE).

SONIA COLANTONIO¹, JUAN MANUEL BAJO², BÁRBARA ARIAS TOLEDO³

¹Universidad Nacional de Córdoba. scolanto@efn.uncor.edu

²Universidad Nacional de Córdoba. juanmabajo@gmail.com.ar

³Universidad Nacional de Córdoba. barbaraarias@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN.

Llamamos *evolución biológica* al proceso que produjo, a través del tiempo y desde un ancestro común, la diversidad de seres vivos del planeta. Pero la evolución no implica sólo los ancestros de los organismos que sobrevivieron durante mucho tiempo ni los que dieron lugar a las formas vivientes actualmente conocidas. El incontable número de organismos, poblaciones y especies extintas también fueron parte de ella desde que dejaron descendencia que sobrevivió hasta reproducirse, con iguales o diferentes características. El término “evolución” se refiere a los “cambios” que fueron transmitidos de una generación a la siguiente (en términos de Darwin, *descendencia con modificación*), comprendiendo todos los que tuvieron lugar a nivel morfológico (los más conocidos) como también los cambios fisiológicos, comportamentales, bioquímicos, genéticos, moleculares y hasta ecosistémicos ya que, en palabras de Eldredge (1986) “la vida existe, en cualquier momento, organizada en sistemas ecológicos”.

De esta manera, deseamos introducir el tema sin los preconceptos calificativos de la evolución (adaptativa, gradual, beneficiosa, progresista, etc.), así como también prescindir, en lo posible, de las obras sobre “la historia de las teorías evolutivas” que transmitieron lo que “unos dijeron sobre otros” para dedicarnos, al menos para las primeras proposiciones científicas que nos han llegado tergiversadas, al análisis de las fuentes originales.

La realidad de la evolución ya no se discute. La evolución es un hecho y una teoría (Gould, 1981), pero también es un proceso (Gregory, 2008). Lo que desde hace algunos años sí está en discusión son los mecanismos predominantes como conductores del proceso, el peso de cada uno según el nivel de actuación (molecular, fenotípico, macroevolutivo, etc.) y el momento del desarrollo ontogenético en que actúan, el tipo de transmisión de los rasgos y la influencia interactiva con lo que, bajo distintas concepciones, se denomina “ambiente”.

El objetivo es intentar explicar, en pocas líneas, cómo aparecen, desaparecen y se transforman las distintas concepciones, mostrando conceptos relevantes u otros aspectos catalogados luego como “erróneos” (o malinterpretados), que bien pueden haber prefigurado aquellos con los cuales nos manejamos hoy a la luz de los avances científicos actuales. Para ello es indispensable transcribir algunas sentencias de las fuentes originales y destacar (consignando en letra cursiva) los conceptos importantes que van apareciendo en el transcurso de la historia. Nos restringiremos, por razones de organización del presente libro, desde los enfoques científicos del siglo XVIII y sus principales exponentes hasta el momento de aparición de la más popular de las corrientes de pensamiento sobre evolución, denominada **teoría sintética**, **neodarwinista**, o **teoría seleccionista** de la evolución. Simultáneamente, el texto se extenderá en aquellas ideas que son menos (o mal) conocidas, restando espacio (por razones de extensión del capítulo) a las que han tenido mayor divulgación y aceptación por parte de quienes escribieron la historia de la evolución.

2. FINES DEL SIGLO XVIII Y PRIMERA MITAD DEL XIX: LUCHAS CONTRA EL FIJISMO, CREACIONISMO Y CATASTROFISMO.

Los tiempos finales del siglo XVIII, producto del Iluminismo y de fuertes cambios sociales e ideológicos, se caracterizaron por una oposición constante de los defensores de la transformación de los seres vivos contra las concepciones reinantes hasta entonces, como el *fijismo*. Además de la creencia en un Dios creador y en una corta edad de la Tierra (6000 años), el fijismo sustentaba la idea de que las formas fósiles y actuales aparecían por sucesivas creaciones. Para explicar su desaparición recurrían a una serie de catástrofes que eliminarían gran parte de las especies, idea defendida por **George Cuvier** (1769-1832) a inicios del XIX. Sin embargo, su predecesor **Georges L. Leclerc Conde de Buffon** (1707-1788), que ya había elevado la historia natural a la categoría de *ciencia* y fue uno de los pocos apoyos que tuvo Lamarck, creía en el *cambio* de los organismos, aunque lo explicaba mediante la actuación directa del ambiente (como muchos otros) y otorgaba a la Tierra mucha mayor antigüedad. Al respecto **James Hutton** (1795), sostuvo que los procesos geológicos actuales tal como los vemos son los mismos que originaron todas las características terrestres, concepto que se denominó “uniformismo” y que luego fue más conocido a partir de la obra de **Charles Lyell** (1797-1875). Lyell sostenía que la historia de la Tierra era inmensa y no seguía ninguna dirección, no habiendo casi diferencias con la historia de la vida, con períodos de aparición y extinción de especies que tenían relación con el movimiento de los continentes y los grandes cambios en el clima. La consideración de estas relaciones ya había sido anticipada por **C. Linneo** (1707-1778), quien

además desarrolló un sistema *jerárquico* de clasificación natural, postulando claramente la *realidad* de las especies.

El siglo se cierra con un líder intelectual (poeta, físico, naturalista, botánico, filósofo), más conocido por ser abuelo de un nieto famoso: **Erasmus Darwin** (1731-1802). El discutió la idea de cómo la vida evolucionó desde un *ancestro común*, cómo la *competición* y la *selección* sexual producía cambios en las especies y propuso en su Zoonomia (Darwin, 1794-96) que los animales de sangre caliente se originaron de un filamento nuevo que fue *adquiriendo* distintas partes *respondiendo a estímulos ambientales* que se *heredaban* por generaciones” (más que el abuelo de Charles ¡podría llamarse un amigo de Lamarck!).

Es decir, con la excepción de Cuvier, se vislumbra el proceso de cambio de los organismos en consonancia con los cambios geológicos, su organización en una jerarquía, la competencia, la primera discusión acerca de la realidad de las especies y la consideración de las relaciones entre los organismos y de éstos con el medio. Pero la idea de un “creador” continúa todavía inamovible a pesar de los restantes avances, dada la poderosa influencia de la Iglesia sobre el desarrollo de la ciencia, sustentada además en la ausencia de explicaciones sobre las variaciones y su origen.

3. SIGLO XIX: EL TRANSFORMISMO EN CRECIMIENTO Y LA CONSTRUCCIÓN DE LAS PRIMERAS TEORÍAS CIENTÍFICAS ACERCA DE LA EVOLUCIÓN.

En 1802 **W. Paley** publicó “Natural Theology”, título que preanuncia su idea de que la naturaleza de Dios puede ser entendida con referencia a *su creación*, que es el mundo natural, y lo ejemplifica comparándolo con un reloj, claramente dirigido a un *propósito* (¿tal vez pensaba en términos de lo que Darwin llamaría adaptación?), cuya complejidad sólo puede entenderse pensando en un Creador. Tratándose de los organismos vivos, sostuvo que solamente un diseñador inteligente puede idear algo complejo en “tal grado que excede todos los cálculos”. Dedicó gran parte de su estudio al diseño y sentido de la *correlación* y la *integración* de las partes de los organismos y, aunque sin usar los términos de “estructura” ni “sistema”, ejemplifica con numerosos sistemas biológicos o aún ecológicos. Ve la correlación entre las partes de un animal, de ellas con las de otro de la especie y que su constitución y propiedades tienen importante y *estrecha relación con la naturaleza que los rodea*. Como puede deducirse, no sólo vio al organismo como un sistema sino que lo incluyó en algo que hoy podríamos denominar un “ecosistema”. Un enfoque similar pero más estructuralista apareció con **L. Agassiz** (1859) quien sienta las bases de la taxonomía, la cual dice es “la más elevada de las ciencias en base a que las especies encarnan ideas en la mente de Dios, y los organismos reales son *configuraciones transitorias* que representan esa idea”. Para él, las *relaciones*

taxonómicas entre especies revelan la *estructura* del pensamiento de Dios traducida al lenguaje humano, que *la descubre*. Con transitorio se refería a su extinción abrupta a través de catástrofes y su reemplazo con nuevas creaciones.

Desafortunadamente, aunque aparecen con estos dos científicos nuevos e importantísimos conceptos acerca de las relaciones intra-organismo, inter-organismos y ecosistémicas, ello se desdibuja en la historia a causa de la idea del Creador, que representaba en ese momento una vuelta atrás en el tiempo, pensando que los helenistas de la Antigua Grecia como Anaximandro, Empédocles y Epicuro ya hablaban de evolución o cambio biológico.

Pero el mayor retroceso lo produjo Cuvier, quien continuó haciendo valer su hegemonía y sus ideas reaccionarias fijistas, al punto de camuflar con ese manto algunas de sus conjeturas “de avanzada” como el tratamiento de la *homología* como similitud por descendencia (o *Bäuplane*). Justificó la imposibilidad de la transformación o evolución por la tan estrecha *correlación funcional* entre las partes, que cualquier pequeño cambio significaba reestructuración total de la organización del individuo como *sistema* en sí mismo, que concurrían para un propósito definido por reacción recíproca (Cuvier, 1818). Su soberbia científica, causante del enfrentamiento con Geoffroy de Saint-Hilaire sobre si el concepto de *organización* era funcional o estructural (Caponi, 2006), no permitió vislumbrar sus aportes a la teoría evolutiva, así como su serio intento de borrar de la historia a quien fue el primero en construir un verdadero *corpus teórico* sobre la evolución de los seres vivos: Lamarck.

Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829), como se conoce por su nombre acortado, no puede catalogarse de desconocido, pero sí con toda seguridad de “mal conocido”. Y con ello se alude a los comentarios sobre su obra plasmados en muchos libros de texto sobre Evolución. Su “Filosofía Zoológica” (1809) es un libro que vale la pena leer y releer, a la luz de los conocimientos actuales en materia de retrovirus, herencia horizontal, epigénesis, transposones, etc.

Conocemos a Lamarck tanto por lo que dijo “presuntamente” erróneo, aunque ésto fue compartido por figuras destacadas por la historia (como Darwin), así como por lo que nunca dijo. El devenir histórico es también una evolución actuada por la selección y por el azar (o podríamos agregar “contingencias” en el sentido de Stephen Gould (1989)). En este caso la figura de Lamarck fue seleccionada “en contra” de la de Cuvier, quien además lo atacaba directamente y silenciaba sus trabajos. Pero también, hubo otro factor que casi lo proscribió: su supuestamente equivocada *herencia de los caracteres adquiridos* y el concepto de *uso y desuso* de las partes. Para ser fieles y mostrar su coherencia, la única opción posible es transcribir algunas de sus frases al respecto.

Con respecto al cambio y la adquisición de los caracteres escribió: *“Las circunstancias influyen sobre la forma y la organización de los animales”... “Ciertamente, si se tomasen estas expresiones al pie de la letra, se me atribuiría un error, porque cualesquiera que puedan ser las circunstancias, no opera directamente sobre la forma y la organización de los animales ninguna modificación. Pero grandes cambios en las circunstancias producen en los animales grandes cambios en sus necesidades, y tales cambios en ellas los producen necesariamente en las acciones. Luego, si las nuevas necesidades llegan a ser constantes o muy durables, los animales adquieren nuevos hábitos que son durables como las necesidades que los han hecho nacer”* (Lamarck, 1809, p.167). Como puede comprobarse, él mismo previno la interpretación errónea que luego le fue atribuida como postulado. En ese sentido, debemos entender que el cambio en las condiciones crea necesidades que producen nuevos hábitos, que se mantienen durante mucho a condición de que las circunstancias no cambien y así producirían un cambio en la forma. Más adelante aclara que ello sucede si se ha extendido a muchas generaciones llegando a ser constante para una raza de animales (por lo tanto, cabe destacar que no lo centró exclusivamente en el individuo), y luego sostiene que si el cambio sucede en “estado de desarrollo” y si afectó a “los dos sexos” entonces es transmitido a la descendencia. Así aclarado, se interpreta que estaría hablando de poblaciones (no de individuo), de rasgos transmitidos por ambos progenitores y mucho tiempo de estabilidad para que el rasgo se difunda. También sostiene que si finalmente se produce otro cambio ambiental los individuos deben acomodarse de nuevo, produciendo una nueva “configuración”. Su mención constante de la “organización”, “configuración”, “inter-relaciones” nos da una clara idea de su visión (*sistemas*). Lamarck hace referencia a un rasgo relacional del ser vivo: su organización y su forma y no a un carácter o parte considerada separadamente (Lahitte et al., 1991).

Esa idea se manifiesta asimismo cuando habla de la especie como “colección de individuos semejantes, que la generación perpetúa en el mismo estado, en tanto que las circunstancias de su situación no cambian bastante para hacer variar sus hábitos, su carácter y su forma” (*op. cit.* pág. 65). Es claro entonces que Lamarck vio al cambio dirigido a mantener la adaptación, por cuanto debía aparecer primero la necesidad de la función para luego construir la forma. Ahora bien, si se deja de lado el concepto de *herencia mendeliana* (sobre el que sus críticos se han basado, a pesar de ser desconocida en época de Lamarck), ¿cuál ha sido el error de Lamarck que las generaciones siguientes transformaron en “casi pecado”? ¿Podría criticársele que no tuviera en cuenta la genética y, más aún, tampoco lo que posteriormente se denominó “barrera wiesmanniana” (la cual postulaba una única dirección de la información, de genotipo a fenotipo o del plasma germinal al soma)? ¿En qué se equivocó al plantear la influencia del ambiente sobre la expresión del carácter en las futuras generaciones de individuos que lo

experimentaron? La dirección única “genotipo a fenotipo” ya fue revisada por C. Waddington (1957) cuando planteó la posibilidad de que situaciones producidas por factores de estrés específicos durante el período de desarrollo generaran cambios en el material genético que son atemperadas por un sistema “*epigenético*” conservativo. Más aún, ¿cuánto podemos desacreditar a Lamarck si sus frases fueran incluidas en el contexto de trabajos actuales sobre epigénesis? El sostenía que “*la organización de la vida de un cuerpo viviente sólo es posible si conserva sus conexiones con el medio, es decir, con sus circunstancias de vida*” (Lamarck, 1809). Precisamente, su Capítulo II lleva como título “Importancia de la consideración de las conexiones”. Y en estas conexiones también entraron los humanos, de cuyas capacidades habla extensamente, pero con preguntas sorprendentes tales como si la postura erecta sería “completamente natural”, citando además que el más perfeccionado de los animales, comparado con el hombre, es el “orangután de Angola” (simia troglodites, Linn.). Ahora sabemos que se trata del chimpancé!.

A través de todo lo expuesto se puede ver claramente que nunca afirmó que el ambiente externo cambiaba directamente la forma, ya que sostuvo que un organismo no está “frente” a un medio sino conectado con él y que el conjunto de sus conexiones con el medio son sus “circunstancias”. ¿Acaso no resultan familiares estos conceptos a los que surgieron con posterioridad, tales como “nicho” de un organismo o el organismo como sistema?. La ciencia se debe (y le debe) una reconsideración de la crítica a la herencia de los caracteres adquiridos a la luz de los conocimientos actuales.

De igual manera sucede con la idea de uso y desuso de los órganos (también aceptada por Darwin) tal como la hemos entendido y transmitido (fuera de contexto) en las obra de Lamarck, quien la expresó como sigue: 1) “En todo animal *que no ha traspasado el término de su desarrollo* el empleo más frecuente y sostenido de un órgano cualquiera fortifica poco a poco ese órgano, lo desarrolla, lo agranda y le da una potencia proporcionada a la duración de su empleo, mientras que el defecto constante del uso del órgano lo debilita sensiblemente, lo deteriora , disminuye progresivamente sus facultades y hasta lo hace desaparecer”. Hasta este punto, y sin llegar a la desaparición del órgano, ¿estuvo tan equivocado? Lamarck nunca dijo que esto sucediera en los organismos adultos ya desarrollados, sino en los que no han traspasado el estado de desarrollo. Estas ideas, tan criticadas, ¿no deberían ser revisadas a la luz del corpus de conocimientos conocido como “evo-devo”? Específicamente con respecto al uso y desuso, autores de gran actualidad (Lamb y Jablonka, 2014) sugieren que ello puede ser descripto en los nuevos términos de la “ley de plasticidad biológica”, mediante la cual el nuevo rasgo no es el resultado de la selección en el pasado. Según dichas autoras, Lamarck vio ajustes en el organismo y por razones obvias -como la falta de información en su época- no pudo diferenciar entre diferentes estrategias de plasticidad, algunas de las cuales son de gran

interés actual; 2) lo que llama la “segunda ley” (Lamarck, 1809, p. 175) acerca de que “todo lo que la naturaleza ha hecho adquirir o perder a *los individuos* por influencia de *las circunstancias* en que *su raza* se ha encontrado expuesta *durante largo tiempo* y, por consecuencia, por la influencia predominante de tal órgano, o por el defecto constante en el uso de tal parte, ella *lo conserva* por la generación en los nuevos individuos que de ella provienen, con tal que los cambios adquiridos *sean comunes a los dos sexos o a quienes han producido esos nuevos individuos*”. Se conoce hoy que, en términos de herencia mendeliana, en la reproducción sexual tales cambios podrían o no incorporarse en las células germinales para transmitirse a la progenie. En la reproducción asexual (e incluso algunas plantas y hongos que incorporan células somáticas a la línea germinal) es posible que cambios ocurridos en los padres por presión ambiental sean transmitidos a sus hijos. Los distintos mecanismos de herencia durante el desarrollo, como por ejemplo variaciones epigenéticas, implican hoy a distintas disciplinas biológicas, incluyendo epigenética médica, epigenómica conductual y coevolución cognitiva-sociocultural (Jablonka and Lamb, 1995, 2013). Asimismo, el origen de organelas de la célula eucariota a partir de bacterias simbiotes o “Teoría de la Endosimbiosis Seriada” de Margulis (1970) no puede menos que recordarnos a Lamarck.

Finalmente, respecto al “uso de la parte”, puede verificarse que no alude a un solo individuo sino que los cita en plural y lo reafirma con “su raza”. Tampoco habla de la vida de un individuo sino que remarca que *su raza* estuvo sometida durante *mucho tiempo* a las *circunstancias* (inter-relaciones) durante el cual la parte se conserva en las sucesivas generaciones si no cambian las circunstancias. Y aquí es inevitable relacionar lo anterior con una corriente de pensamiento evolutivo posterior (los Equilibrios Puntuados, que se verá en el capítulo siguiente) que sostiene que luego de un cambio las especies tiene una larga estasis evolutiva, es decir, se mantienen sin variación (Eldredge, 1983).

Y se llega así al renombrado ejemplo de la jirafa, que según creemos estiraba el cuello para llegar a las hojas y sus descendientes nacían con cuellos largos. Este ejemplo, usado siempre para explicar (y denostar) su teoría, ocupa en la Filosofía Zoológica sólo un párrafo, en el cual además recalca sobre el hábito *sostenido después de mucho tiempo en todos los individuos de su raza*.

Finalmente, la última gran crítica acerca de la idea de la tendencia al “progreso” en la evolución. Sin embargo, esa tendencia no es para Lamarck una perfecta ortogénesis, como también le ha sido adjudicado. Ello queda explícito cuando dice: “Será, en efecto, evidente que el estado en que vemos a todos los animales es, por una parte, el producto de una composición creciente de la organización que tiende a formar una *gradación regular* (concepto retomado por Darwin) y, por otro, que es la de las influencias de una multitud de circunstancias muy diferentes que tienden continuamente a destruir la regularidad en la gradación de la

composición creciente de la organización” (Lamarck, 1809, pág. 107). Es más que gráfico que pensaba por un lado en una línea principal básica que, (además de usar como método de enseñar y aprender “las partes del arte” en las ciencias naturales) tendía a una complejidad creciente y, por el otro, en desviaciones que se apartaban y llevaban a la adaptación. Lo que faltó, según Gould (2002), fue sólo una explicación consistente en la que Lamarck uniera ambas fuerzas. Inclusive el mismo Gould (1999) aclara que en su libro posterior “Histoire naturelle des animaux sans vertèbres” (Lamarck, 1815-1822) anuncia su conversión al proceso de ramificación, en contradicción con su antiguo modelo lineal, diciendo que la naturaleza no ha ejecutado una serie única y simple (lo que se asemejaría significativamente al “árbol de la vida” de Darwin) y posteriormente aclara que la influencia de las circunstancias, que da las ramificaciones taxonómicas, dirige los caminos de la evolución. Ello significó reconocer sin prejuicios su anterior error lógico lo que, en palabras de Gould (1999) hace considerarlo como “one of the finest intellects in the history of biology”. Leyendo su “Filosofía Zoológica” puede comprobarse que fue el primero en proponer una teoría consistente y completa de la evolución y según Corsi (1988) (citado en Gould, 2002) “la primera gran síntesis evolucionista de la biología moderna”.

Gran parte de sus ideas fueron compartidas por **Étienne Geoffroy St. Hilaire** (1833), que postuló el poder del *mundo exterior* en la alteración de la forma de los cuerpos, alteraciones que eran heredadas; si resultaban injuriosas los animales perecían y los reemplazaba otra forma diferente que se adaptaba al nuevo ambiente. Pero además pensaba que toda la organización de los vertebrados podía ser referida a *un tipo uniforme* que se descubría a través de las relaciones entre ellos, lo que fue luego definido por **R. Owen** (1843) como *homología*.

Coincidentemente, en el preciso año de publicación de la Filosofía Zoológica nace la figura que iluminó la segunda mitad del siglo XIX y que aún en nuestros días es casi el sinónimo del término *evolución*: **Charles Darwin** (1809-1882), quien produjo importantes cambios en el pensamiento evolutivo. Tuvo el gran mérito de recopilar un sinnúmero de observaciones y pruebas acerca del hecho evolutivo extraídas de sus experiencias y de otras disciplinas y autores por cuanto, a partir de su obra, la evolución (en su caso por *selección natural*) pasó a ser un hecho irrefutable. Es además reconocido por la correspondencia masiva con el entorno científico demandando siempre explicaciones posibles a los hechos por él mostrados (Harvey, 2009).

Con el objeto de evitar la “típica contraposición” con las ideas de Lamarck común en los libros de texto y que el lector por sí sólo pueda deducir las semejanzas, comenzaremos el análisis con dos párrafos del Capítulo 5 del “Origen de las Especies” (Darwin, 1859): “*El cambio de condiciones motiva generalmente una variabilidad que sólo merece ser llamada fluctuante, pero algunas veces causa efectos directos y*

definidos, que con el tiempo pueden llegar a presentarse muy marcados, aunque no tengamos pruebas suficientes sobre este punto... El hábito de producir peculiaridades constitucionales, el uso en fortificarlas, y la falta de uso en debilitar y disminuir los órganos, parecen en muchos casos haber sido causas potentes para producir semejantes efectos”... “cuando una especie con algún órgano extraordinariamente desarrollado se ha convertido en antecesor de muchos descendientes modificados, lo cual, en nuestra opinión, necesita ser un procedimiento muy lento que requiere un gran intervalo de tiempo, la selección natural ha conseguido dar carácter fijo al órgano”. Si extraemos el término que significó su gran aporte (selección natural), ¿podemos contraponer tanto ambos autores?

Darwin comienza “El origen de las especies” hablando sobre la *variación*, elemento fundamental para su teoría, intentando explicar sus causas. Debe recordarse que el nacimiento de la genética y de la herencia mendeliana fue posterior a él, por cuanto casi no contaba con pruebas para explicarlas y, como Lamarck, debió recurrir al cambio en el entorno y la exposición a él de los seres orgánicos durante generaciones para que aparezca la variación y continúe durante muchas generaciones, aunque más adelante sostiene que el entorno tiene una *“importancia relativa en comparación con la naturaleza del organismo”*. Supuso que la variación debe ser atribuida a los elementos reproductivos del macho y de la hembra que habrían influido previamente a la concepción. Y aclara más en el Cap. 5 sobre las leyes de la variación, donde él mismo a veces habla de la “chance” (existe toda una discusión sobre el sentido que le dio; ver Eble, 1999), pero que considera una expresión incorrecta que ejemplifica la ignorancia de la causa que, cualquiera sea, resulta en que *“...la constante acumulación de diferencias provechosas ha sido el origen de todas las modificaciones importantes en la estructura según los hábitos propios de cada especie”* (Darwin, 1859, p. 66). Si aquí obviamos la última parte en cursiva (que sin duda recuerda a las ideas de Lamarck) aparece uno de los principales conceptos que Darwin usa como preludio del fenómeno de la adaptación: las diferencias provechosas. Con respecto a la herencia de los caracteres, postuló la *teoría de la pangénesis*, según la cual todas las células del organismo enviaban pequeñas partículas (gémulas) por los fluidos hacia los órganos sexuales, que se transmitían y reproducían el cuerpo en la progenie (Darwin, 1868). Esto fue mostrado como uno de sus errores; sin embargo, a la luz del actual conocimiento sobre ácidos nucleicos circulantes y priones tal “error” merece una nueva revisión (Liu, 2008). También previó lo que luego se llamó “herencia blanda”, por la cual los hijos eran intermedios de los padres.

Pero no debe ignorarse que Darwin también habló de otro tipo de variación (y de su significado evolutivo) que parece anticipar las ideas surgidas en los ’60 como oposición a los seleccionistas a ultranza: la teoría neutralista. Darwin sostuvo que las variaciones que no son útiles ni perjudiciales no son

afectadas por la selección natural y que permanecen como elemento fluctuante o se fijan, de acuerdo a la naturaleza del organismo y las condiciones externas. Y agrega en el Capítulo 7 que como esos caracteres no influyen sobre el bienestar de la especie no están sometidos a selección; pero encontramos allí una sentencia sorpresiva: “*Así llegamos a un resultado extraño... que los caracteres de poca importancia vital para las especies son los más importantes para el sistematizador*” ¡!!!! (Darwin, 1859, p.79). ¿Es que presintió una evolución molecular muchas veces independiente del fenotipo?

Se ocupó asimismo de la *especie*, aclarando que utiliza el término arbitrariamente (al igual que Lamarck no creía en su existencia real) y por conveniencia como conjunto de individuos semejantes, lo que induce a pensar que tenía una concepción que muchos años después fue llamada “nominalista” respecto a la existencia o no de la especie. Esto surgió fundamentalmente cuando se situó ante las especies que llamó “dudosas”, en las cuales se encontraban dos o más formas diferentes sin que hubiese entre ellas una variante intermedia producida por un cambio gradual entre variedades, subespecies y especie, postulando que las diferencias de un grado a otro son el resultado de la naturaleza del organismo y largo tiempo de exposición a una diferente condición ambiental pero que, en cuanto a los caracteres importantes para la adaptación, pueden atribuirse a la acción acumulativa de la selección natural y a los resultados del creciente uso y desuso del órgano.

En el Capítulo 1, donde se extiende ampliamente sobre la variación en estado doméstico, ya observaba que las especies domésticas que son devueltas al estado salvaje *retornan* siempre y gradualmente *al tipo original* (recordarlo cuando se mencione a F. Galton), y sostuvo firmemente la naturaleza hereditaria de todos los caracteres, aunque finalmente aclara que no es posible concluir nada importante de las variedades domésticas respecto a las especies.

También como otros que lo precedieron vio claramente al organismo desde el punto de vista sistémico, a lo que llamó “variación correlativa” durante el crecimiento y desarrollo, sobre lo cual la selección natural actuaría en bloque (Cap.5) acumulando las variaciones beneficiosas. Con respecto al gran mecanismo explicativo de la evolución, la selección natural, a veces también él ha sido malinterpretado cuando se refirió al “*más fuerte*” y a la “*lucha por la existencia*” (advirtiendo él mismo que usa esta última expresión en sentido amplio y metafórico), cuando en realidad su idea no difería sustancialmente del concepto actual. Tomó como elemento clave la variación existente entre los individuos de una especie, y sostuvo que la evolución es producto de tasas diferenciales de supervivencia y reproducción de las distintas variantes, cuyas frecuencias relativas varían a través del tiempo. Teniendo en mente la idea de que de los muchos individuos que nacen sólo sobreviven unos pocos y que no hay

correspondencia con la progresión de los recursos (idea que todos sabemos tomó de **T. Malthus** (1798)), deriva que el “principio por el cual toda ligera variación, si es útil, se conserva (aunque más adelante en el libro agrega la destrucción de las que son perjudiciales) lo he denominado yo con el término de selección natural” (Darwin, 1859, p.32), en especial refiriéndose a la selección efectuada por el hombre, que según él actuaba con extrema lentitud, pero sostiene que más exacta y algunas veces conveniente es la definición dada por **Herbert Spencer** (1867) en el sentido de *sobrevivencia de los más adecuados*.

Finalmente, y ante la imposibilidad de extendernos en referencia a la evolución humana, vale la pena leer “Descent of man” (Darwin, 1871) para comprobar los innumerables detalles (capacidades mentales, ontogenia, distribución geográfica, etc.) que tuvo en cuenta al comparar al hombre con otros animales para demostrar sus relaciones y, finalmente, llegar a que “...son idénticas con aquellas (características) de los animales inmediatamente por debajo de él en la escala...” y que “...son todas necesariamente el resultado de herencia ininterrumpida desde un progenitor común así caracterizado, o de subsecuente reversión” (Darwin, 1871, p.133). Y agrega luego que de la concordancia con los caracteres de los Catarrinos puede inferir que un antiguo miembro de los antropomorfos dio nacimiento a los humanos.

Sobre Darwin puede concluirse que, mientras su aporte en miles de ejemplos derivados de sus observaciones durante el viaje en el Beagle, la selección natural como mecanismo novedoso, así como muchas de las ideas narradas hasta aquí fueron constructivas y trascendentes en la teoría evolutiva, no debe negarse que, como cualquiera en su época, cometió errores de lógica que la ciencia debe analizar (Harvey, 2009). Debe recordarse que, aún sin reconocerlo, tomó de Lamarck buena parte de explicaciones, lo que no ha sido justamente difundido en el amplio público ni en la biología en particular.

Lo anterior conduce asimismo a revalorizar otra figura, nacida catorce años después que Darwin, pero casi desdibujada en tiempos actuales, cual fue **Alfred Wallace** (1823-1913). Más aún, se lo suele mencionar como “el otro hombre” de la teoría evolutiva que sirvió meramente como un estímulo a Darwin y cuyo espiritualismo y concepciones socialistas hicieron enmudecer su pensamiento biológico (Berry and Brown, 2008). Estos mismos autores destacan que sin embargo fue Wallace el único que ganó una medalla de oro que otorgó la Sociedad Linneana de Londres en 1908, festejando el cincuentenario de la presentación conjunta con la de Darwin en la Sociedad Linneana de Londres en 1858. Él fundó además las bases de la Biogeografía.

No será referida aquí la popular historia sobre la carta de Wallace escrita a Darwin antes de la presentación conjunta en la en la Sociedad Linneana de Londres en 1858, ni su viaje por Malasia (ésto y

la famosa presentación conjunta figuran en la mayoría de los libros de texto), sino las ideas y conceptos vertidos en algunos de sus escritos. Un ejemplo de ellos es su propuesta de asimilar la selección natural con el regulador centrífugo de la máquina de vapor, que “verifica y corrige cualquier irregularidad casi antes de que se ponga de manifiesto” (Wallace, 1858) ya que en el reino animal una deficiencia se haría sentir desde el momento de su aparición y nunca llegaría a una magnitud notoria. Su concepto de selección natural no es el de principio rector, lineal y progresivo, sino que sugiere un circuito de retroalimentación e interacción con el ambiente, donde las variaciones aleatorias van a ser controladas por la selección (Lahitte y Hurrell, 1994), que era para Wallace la causa de la evolución.

Wallace también aplicó su lectura de Lyell sobre los cambios geológicos al mismo tiempo que criticó duramente a Lamarck. No obstante, sostiene que “...*si consideramos cómo lentamente la superficie de la tierra y el clima sufren cambios permanentes; y éstos son seguramente el tipo de cambios que inician y compelen alteraciones, primero, tal vez, en la distribución y luego en la estructura y hábitos de las especies... la selección natural preserva la fijeza de su media o condición promedio mediante la eliminación del menos ajustado y consecuentemente la sobrevivencia del más apto*” (Wallace, 1859; Wallace 1871). Pero en 1870 reconoce que puede corregirse la idea de la evolución “*perpetuamente perezosa, lo que nos permite suponer que el cambio morfológico en el mundo orgánico procede más rápidamente de lo que habíamos creído posible*” (Wallace, 1870). Nuevamente y como nos referimos antes a Lamarck, el reconocimiento de anteriores equivocaciones y propuestas explicativas nuevas muestra la grandeza intelectual de estos personajes de la historia de la evolución.

Con respecto al mecanismo de eliminación/supervivencia, su concepto tenía alguna diferencia (o especificación concreta) con el de Darwin, ya que se refería a que “*la supervivencia del más apto es realmente la eliminación del no apto*” (Wallace, 1890), lo que según Smith (2011) marcaría más claramente la agenda evolutiva. Sostiene que la lucha es tan severa, tan incesante, que el más pequeño defecto o debilidad física en cualquier momento es fatal. Y esta misma selección a nivel de los individuos de una población la traslada claramente a nivel de las variedades y de las especies en un grupo mayor. Es decir, que si aparecía una variedad dentro de una especie con una leve mayor capacidad para la supervivencia ante un cambio ambiental, dicha variedad aumentaría numéricamente y, de continuar las mismas condiciones esa variedad terminaría sustituyendo la especie mayor. Plantea así que de las leyes generales que regulan la existencia de los animales en la naturaleza se deriva una progresión y una divergencia continuas (tal vez puede pensarse en un retorno a las ideas de Lamarck?). Efectivamente, más adelante sostiene que en el animal salvaje, “utilizadas al límite sus facultades y capacidades para

cumplimentar las necesidades de la existencia, toda mejora se ve favorecida por el ejercitamiento e incluso debe modificar ligeramente la alimentación, los hábitos y la economía total de la raza". Y agrega que la velocidad de los caballos de carrera y la potencia de los de arrastre resultarían inútiles y los extinguiría si se liberaran en las pampas o "perdieran esas extremas cualidades que no serían jamás utilizadas" y revertirían al estado en que "por el *ejercitamiento* total de cada parte de su organización el animal se asegurara la supervivencia" (Wallace, 1890). Sorprendentemente, vuelve al ejemplo de la jirafa pero lo explica por selección natural (no sabemos con cuánto convencimiento, ya que como expresamos precedentemente también hablaba de la influencia de los cambios ambientales).

En su escrito a Darwin "Sobre la tendencia de variedades a apartarse indefinidamente del tipo original" (Wallace, 1859) describe igualmente que aquellas producidas por domesticación, liberadas, tienen tendencia a volver a la forma de la especie parental. Pero cuando la variedad la reemplaza por estar mejor *organizada*, no puede volver al tipo original y prepondera en número hasta que las condiciones ambientales regresen. Asimismo distingue las variedades que van surgiendo sin cambio ambiental y muestran tendencia a volver a la media y prevé que podría ocurrir variación en partes "no importantes" de efecto imperceptible que tendrán un curso paralelo y sobreviven (¿no suena acaso familiar al concepto de genes ligados? ¿O al de genes neutrales?).

Como se ve, sigue repitiéndose en los autores anteriores la idea de "vuelta al original" (¿tal vez el preludio de las "constricciones" de Stephen Gould?), que fue retomada y fundamentada por **Francis Galton** (1886, 1892), primo de Darwin, quien junto con **Thomas Huxley** (ampliamente conocido como "el bulldog de Darwin") fueron los continuadores de la selección natural. Pero el estudio pionero de herencia cuantitativa de Galton (1886, 1892), en especial la "regresión a la media" y la ejemplificación de la variación con un polígono de lados desiguales que daban algunos gran estabilidad evolutiva y otros podrían dar un "salto" a un nuevo estado llevó finalmente a este último a volcarse a postular la variación discontinua a amplia escala.

4. PRIMERA MITAD DEL SIGLO XX: LA VARIACIÓN CONTINUA VERSUS LAS DISCONTINUIDADES EVOLUTIVAS.

Para entonces la variación continua ya había sido conocida y explicada por otro de los grandes olvidados y creador del término “genética”, **William Bateson** (1861-1926), quien también en sus inicios fue darwinista, pero al buscar exhaustivamente y no encontrar correlación entre las formas y el ambiente abandonó esa línea. Así, sostuvo que la discontinuidad morfológica de las especies no se correspondía con las variaciones en las condiciones ambientales y que los caracteres usados para clasificar las especies no tienen función adaptativa. Esto último, ¿no lo había pensado Darwin? La evidencia de discontinuidades anteriores a los cambios ambientales lo indujo a pensar en *configuraciones*, o potencialidades para expresar las formas (¿“constricciones” a modo de Stephen Gould, o “forma” y “módulos” usados en antropología biológica?). Sabemos hoy que gran parte de los cambios evolutivos fueron por duplicación de segmentos y genes en tándem (Goffeau, 2004) y que la evolución de la complejidad morfológica depende de proteínas o ARNs reguladores, así como de mecanismos del tipo de los genes “homeobox” (Robertson, 2010). Asimismo, Bateson sostenía que “...ninguna variación, por pequeña que sea, puede ocurrir en una parte sin que ocurra otra variación correlacionada en las demás” (¿un “sistema”?). Para él la herencia estaba en el patrón de la forma y llegó a sostener que lo transmitido era la facultad de ser capaz de reproducirla (Lahitte y Hurrell, 1994). ¿Cómo lo leeríamos hoy a la luz del sistema genético concebido como “redes de interacciones y capacidad de reconstruirlas en las siguientes generaciones” (Jablonka y Lamb, 2013).

Mientras tanto, a otros científicos que estaban en contra de los “Mendelianos” como Bateson, los obsesionaba la medida de la variación biológica continua y la acción sobre ella de la selección natural, por cuanto se convirtieron en los “Biométricos”. Grandes personalidades de esta corriente, más conocidos en antropología biológica por sus desarrollos y pruebas estadísticas, fueron **R. Fisher** (1890-1962), así como **S. Wright** (1889-1988), y **J.B. S. Haldane** (1892–1964) por sus aportes a la genética poblacional. Por ejemplo, Fisher (1932) afirmó que las mutaciones son predominantemente desfavorables y que el cambio es producto de una serie de “equivocaciones”. Wright, en los '30, estableció matemáticamente que genes neutrales pueden aumentar su frecuencia entre generaciones en razón de cualquier proceso estocástico. Y en temas más relacionados a la antropología, Haldane demostró que la selección contra la enfermedad hemolítica en recién nacidos no lleva al equilibrio estable entre Rh+ y Rh-. Crow (2008) afirma que ellos han establecido una impresionante teoría matemática de la variación genética y del cambio evolutivo, poniendo a la selección natural como el factor guía de la evolución.

Esta “escuela biométrica” desarrolló, tradujo a algoritmos y analizó exhaustivamente gran parte de los conceptos que actualmente manejamos sobre los coeficientes de selección y la oportunidad de actuación a través de la fecundidad y mortalidad, la estructura genética poblacional, el tamaño efectivo, componentes de la varianza genética, la deriva y el flujo génicos, etc. Algunos no reconocieron la influencia decisiva que ellos tuvieron sobre la llamada “Moderna Síntesis” y otros aún desacreditaron tal *corpus* de conocimientos sobre genética de poblaciones; (por ejemplo Mayr lo llamó “beansbagtheorie” haciendo la analogía con la extracción de arvejas de colores de una bolsa). Sin embargo, al final de su vida reconoce que la Síntesis no se hubiera desarrollado sin dicha base (2004).

5. LA SEGUNDA MITAD DEL SIGLO XX Y LA SÍNTESIS.

Llega el momento de hablar de esta última corriente (llamada también **Teoría Sintética** o **Teoría Seleccionista**, por el excesivo énfasis puesto en la selección como factor casi exclusivo del proceso evolutivo y por el desplazamiento de la deriva y la variación no adaptativa), que será la última que tratará este capítulo. No es sencillo analizar cada una de las generalizaciones que ella estableció y que constituyen las ideas principales grabadas firmemente en las mentalidades tanto de muchos científicos cuanto del amplio público interesado en la evolución durante el siglo XX, así como en la mayoría de los libros de texto que trataron el tema. Dada esa amplísima divulgación, sólo volcaremos aquí sus principales postulados y hablaremos del profundo efecto que tuvo sobre el desarrollo posterior de la teoría evolutiva, dejando a cargo del lector la consulta de los numerosos trabajos que la re-evaluaron, ampliaron y muchos de ellos criticaron (entre otros, Wassermann, 1978; Lewin, 1980; Beatty, 1984; Kutschera and Niklas, 2004; Pennisi, 2008). Ella surge en los '40, como una conjunción de los aportes y libros de destacadas figuras procedentes de las distintas disciplinas involucradas en el tema: Theodosius Dobzhansky (1937), Ernst Mayr (1942), Julian Huxley (1942), George G. Simpson (1944), y otros seguidores inmediatamente posteriores. Sintetizando tales aportes, retoman la obra de Darwin (y por ello también se denominan **Neo-darwinistas**) pero la convierten en una idea única y cerrada del proceso evolutivo a través de la selección, produciendo casi una militancia que opacó nuevas ideas que no se encasillaran allí.

En resumen, postuló que los cambios en los caracteres eran producidos poco a poco por mutaciones que, si mejoraban el ajuste de los individuos, reemplazaban las características originales resultando finalmente en la adaptación. Acumuladas en el tiempo y con mecanismos de aislamiento de por medio, llevaban a la especiación. Poniendo el foco especialmente en la genética de poblaciones derivaron, como sostiene Eldredge (1995) en un enfoque reduccionista del proceso evolutivo y en una visión sobre-

simplificada y distorsionada del mundo natural. Esta sobre-simplificación llegó hasta la Paleontología con Simpson (1944) sosteniendo que la evolución genética es compatible con la macroevolución y que las transiciones pueden verse en estados intermedios. El resultado del proceso evolutivo por selección natural y adaptación derivó en un paradigma que Gould y Lewontin (1979), ambos darwinistas, llamaron “programa adaptacionista”.

Como respuesta a este cierre del Neodarwinismo surgen posteriormente nuevos aportes que, sumados al creciente desarrollo en genética y secuenciación del genoma, genes neutrales, factores de transcripción y duplicación, regulación génica, elementos móviles y transposones, así como de la biología del desarrollo, el enfoque “evo-devo” y el nuevo campo de la epigenética, cambiarán sustancialmente la perspectiva del (o los) procesos evolutivos. Ellos serán tratados en el próximo capítulo.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Agassiz, L. 1859. *An Essay on Classification*. Longman, Brown, Green, Longmans & Roberts & Trübner. London.
- Beatty, J. 1984. Chance and Natural Selection. *Philosophy of Science* 51: 183-211.
- Berry, A., Browne, J. 2008. The other beetle-hunter. *Nature* 453: 1188-1190.
- Caponi, Gustavo. 2006. El concepto de organización en la polémica de los análogos. *Revista da SBHC* 4: 34-54. Rio de Janeiro.
- Corsi, P., 1988. *The Age of Lamarck: Evolutionary Theories in France, 1790–1830*. University of California Press, Berkeley.
- Crow, J. 2008. Commentary: Haldane and beanbag genetics. *International Journal of Epidemiology* 37:442–445.
- Cuvier, G. 1818. *Discours préliminaire a les Recherches*. L'Académie française.
- Darwin, C. 1859. *El Origen de las Especies*. Edición Alfa Épsilon 2007. www.alfaepsilon.com.ar
- Darwin, C. 1868. *The variation of animals and plants under domestication*. London: John Murray.
- Darwin, C. 1871. Descent of man, and selection in relation to sex. John Murray Ed., London.
- Darwin, E. 1794-96. *Zoonomia; or, The Laws of Organic Life*. Part I y II. J. Johnson, London.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Eble, G. 1999. On the Dual Nature of Chance in Evolutionary Biology and Paleobiology, *Paleobiology*, **25**: 75-87.
- Eldredge, N. 1983. La macroevolución. *Mundo Científico* 16: 792-803.
- Eldredge, N. 1986. Information, Economics, and Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:351-369.
- Eldredge, N. 1995. *Reinventing Darwin. The Great Evolutionary Debate*. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Fisher, R. 1932. The bearing of genetics on theories of evolution. *Science Progress*, 27: 273-287.
- Galton, F. 1886. Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature. *Journal of the Anthropological Institute*, 15: 246-263.
- Galton, F. 1892. *Hereditary Genius*. MacMillan and Co. New York.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. 1833. Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France*, 12: 63-92.
- Goffeau, A. 2004. Evolutionary genomics: Seeing double. *Nature* 430: 25-26.
- Gould, S. 1981. Evolution as fact and theory. *Discover* 2: 34–37.
- Gould, S. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W.W. Norton & Company Inc. New York-London.
- Gould 1999. Branching through a wormhole. *Natural History* 108:24-27.
- Gould, S. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge MA: Harvard Univ. Press.

- Gould, S., Lewontin, R. 1979. La adaptación biológica. *Mundo Científico* 22:214-223.
- Gregory, T. 2008. Evolution as Fact, Theory, and Path. *Evo Edu Outreach* 1:46–52.
- Harvey, P. 2009. Question & Answer: What did Charles Darwin prove? *Journal of Biology* 8:11-13.
- Hutton, J. 1795. *Theory of the Earth with proofs and Illustrations*. William Creech edit, Edimburgo.
- Huxley, J. 1942. *Evolution: Modern Synthesis*. The MIT Press (2010), Cambridge.
- Jablonka, E., Lamb, M.J. 1995. *Epigenetic Inheritance and Evolution: the Lamarckian Dimension*. Oxford University Press.
- Jablonka, E., Lamb, M.J. 2013. Evolución en cuatro dimensiones. Capital Intelectual, Buenos Aires.
- Kutschera, U., Niklas, K.J. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften* 91:255–276.
- Lahitte, H., Hurrell, J. 1994. *Tres hombres, una pauta global. Lamarck, Wallace-Bateson*. Proene-Teoría Nro.8, Comisión de Investigaciones Científicas Provincia de Buenos Aires.
- Lahitte, H., Hurrell, J., Malpartida, A. 1991. Reflexiones sobre la Filosofía Zoológica: homenaje a Lamarck. Ediciones Nuevo Siglo, Argentina.
- Lamarck, J. 1809. *Filosofía Zoológica*. Reproducción y traducción de la versión original editada en 1986 por Alta Fulla en colaboración con la revista Mundo Científico, Barcelona.
- Lamarck, J. 1815–1822. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux...* Verdière Libraire, Paris
- Lamb, E., Jablonka, E. 2014. Lamarck's Two Legacies: A 21st-century Perspective on Use-Disuse and the Inheritance of Acquired Characters <http://www.ehudlamm.com/lamarck-legacies.html>
- Lewin, R. 1980. Evolutionary theory under fire. *Science*, 210 (4472), 883-87.
- Liu, Y. 2008. A new perspective on Darwin's Pangenesis. *Biol. Rev.* 83: 141–149.
- Malthus, T. 1798. *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson Edit., London.
- Margulis, L. 1970. *Origin of Eukaryotic Cell*. Yale University Press. Pp. 349.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 2004. 80 years of watching the evolutionary scenery. *Science* 305: 46-47.
- Owen, R. 1843. *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*. Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843. Longman, Brown, Green, Londres.
- Paley, W. 1802. *Natural theology*. 12 ed. London: John Faulder.
- Pennisi, E. 2008. Modernizing the Modern Synthesis. *Science* 321:196-197.
- Robertson, M. 2010. The evolution of gene regulation, the RNA universe, and the vexed questions of artefact and noise. *BMC Biology* 8:97 <http://www.biomedcentral.com/1741-7007/8/97>.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York.
- Smith, C. 2011. Natural Selection: A concept in need of some evolution? *Complexity* 17:8-17.

- Spencer, H. 1867. Creación y Evolución. Ed. Publicaciones de la Escuela Moderna, 1916, Buenos Aires.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York.
- Waddington, C.H. 1957. The Strategy of the Genes; a Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology. Allen & Unwin Edit. London.
- Wallace, A.R. 1859. On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely From the Original Type. Proc. Linn. Soc. Lond. 3, 53-62.
- Wallace AR. 1870. The limits of natural selection as applied to man. In: Contributions to the theory of natural selection. Macmillan, London.
- Wallace, A.R. 1871. Contributions to the Theory of Natural Selection, Macmillan and Co. New York.
- Wallace, A.R. 1890. Human selection. *Fortnightly Review* (n.s.) 48: 325-337.
- Wassermann, G. 1978. Testability of the Role of Natural Selection within Theories of Population Genetics and Evolution. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 29: 223-242.